



醋酸钙不动杆菌对盐碱胁迫下达乌里胡枝子促生效应研究

黄臣, 蒋霖, 梁银萍, 韩玲娟, 杨凯元, 秦云梦, 高鹏*, 赵祥*

山西农业大学草业学院, 山西 晋中 030600

黄臣, 蒋霖, 梁银萍, 韩玲娟, 杨凯元, 秦云梦, 高鹏, 赵祥. 醋酸钙不动杆菌对盐碱胁迫下达乌里胡枝子促生效应研究[J]. 微生物学报, 2023, 63(8): 3264-3278.

HUANG Chen, JIANG Lin, LIANG Yinping, HAN Lingjuan, YANG Kaiyuan, QIN Yunmeng, GAO Peng, ZHAO Xiang. *Acinetobacter calcoaceticus* promotes the seedling growth of *Lespedeza daurica* under saline-alkaline stress[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(8): 3264-3278.

摘要: 达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)是黄土高原地区重要的生态修复草种, 但土壤盐碱化极大影响了达乌里胡枝子的生长, 制约了其经济和生态价值。接种根际促生菌剂是提高植物对盐碱胁迫抗性的重要途径。【目的】验证醋酸钙不动杆菌(*Acinetobacter calcoaceticus*)对盐碱胁迫下达乌里胡枝子幼苗和成株的促生效应, 初步揭示其促进豆科植物生长的潜在机理, 为田间应用提供理论依据。【方法】采用解钾培养基对 2 株达乌里胡枝子根际分离的醋酸钙不动杆菌的解钾能力进行测定; 采用液体发酵法对菌株分泌铁载体、吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)的能力进行定量测定; 分别在培养皿和盆栽条件下, 验证菌株的促生能力及其机制。【结果】菌株 DP25 和 DP27 具有解钾和分泌铁载体、IAA 的能力, 其中相对铁载体表达量值(siderophore, SU)分别为 53.13%和 86.67%, IAA 含量分别为 1.01 mg/L 和 17.31 mg/L; 菌株 DP25 显著提高了培养皿中达乌里胡枝子幼苗的茎长和根长; 菌株 DP25 和 DP27 对盐碱胁迫下达乌里胡枝子成株的光合色素合成及其光合作用产生积极影响; 菌株 DP25 和 DP27 显著提高了盆栽条件下达乌里胡枝子成株的株高、茎粗、根表面积、总根长、分叉数; 菌株 DP27 还显著提高了地上和地下生物量、根体积、总根尖数、根系活力。【结论】接种醋酸钙不动杆菌对达乌里胡枝子幼苗和成株均表现出良好的促生作用, 其中分泌 IAA 是促进幼苗生长的主要因素, 而提高光合能力和根系形态建成在促进成株生长中发挥关键作用。醋酸钙不

资助项目: 国家自然科学基金(31870438); 山西农业大学科技创新基金项目(2018YJ37); 2021 年国家级大学生创新创业训练计划项目

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31870438), the Shanxi Agricultural University Science and Technology Innovation Fund Project (2018YJ37), and the Innovation and Entrepreneurship Training Program for College Students in 2021.

*Corresponding authors. E-mail: ZHAO Xiang, sxndzhaox@126.com; GAO Peng, zyj_721@163.com

Received: 2022-12-08; Accepted: 2023-03-10; Published online: 2023-03-21

动杆菌可用于开发黄土高原盐碱地区建植达乌里胡枝子的促生菌剂。

关键词: 黄土高原; 盐碱胁迫; 达乌里胡枝子; 醋酸钙不动杆菌

Acinetobacter calcoaceticus promotes the seedling growth of *Lespedeza daurica* under saline-alkaline stress

HUANG Chen, JIANG Lin, LIANG Yiping, HAN Lingjuan, YANG Kaiyuan, QIN Yunmeng, GAO Peng*, ZHAO Xiang*

College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030600, Shanxi, China

Abstract: *Lespedeza davurica* is a grass for ecological restoration in the Loess Plateau. The saline-alkaline soil in the Loess Plateau greatly affects the growth and restricted the economic and ecological values of *L. davurica*. Inoculation of growth-promoting rhizobacteria is an important way to improve plant tolerance to saline-alkaline stress. **[Objective]** This study aims to reveal the effect and mechanism of *Acinetobacter calcoaceticus* in promoting the seedling growth of *L. davurica* under saline-alkaline stress, preliminarily disclose the potential growth-promoting mechanism of legumes, and provide a theoretical basis for the field application of this bacterium. **[Methods]** The potassium-containing medium was used to measure the potassium-solubilizing ability of two *A. calcoaceticus* strains isolated from *L. davurica* rhizosphere. The liquid fermentation method was employed to determine the production of siderophore and indole-3-acetic acid (IAA) by the two strains. Furthermore, we carried out petri dish and pot experiments to determine the growth-promoting effects of *A. calcoaceticus* on *L. davurica* seedlings under saline-alkaline stress. **[Results]** Strains DP25 and DP27 had the abilities to solubilize potassium and showed the siderophore production of 53.13% and 86.67% and the IAA production of 1.01 mg/L and 17.31 mg/L, respectively. Compared with the control, the inoculation of DP25 significantly improved the stem length and root length of *L. davurica* seedlings in petri dishes. The pot experiments showed that strains DP25 and DP27 had positive effects on the photosynthetic pigment synthesis and photosynthesis of the plants under saline-alkaline stress. Compared with the control, the inoculation with strains DP25 and DP27 increased the plant height, stem diameter, root surface area, total root length, and bifurcation number of *L. davurica* plants in pots. In addition, strain DP27 increased the aboveground biomass, underground biomass, root volume, total root tips, and root activity. **[Conclusion]** *A. calcoaceticus* demonstrates growth-promoting effect on the seedlings and adults of *L. davurica*. It secretes IAA to promote the growth of seedlings and improves the photosynthetic capacity and root morphogenesis to facilitate the growth of the adults under saline-alkaline stress. *A. calcoaceticus* can be used as a growth-promoting bacterium for planting *L. daurica* in the saline-alkaline area of Loess Plateau.

Keywords: Loess Plateau; saline-alkaline stress; *Lespedeza daurica*; *Acinetobacter calcoaceticus*

达乌里胡枝子(*Lespedeza daurica*)为豆科(*Leguminosae*)胡枝子属(*Lespedeza*)的多年生草本状半灌木,是黄土高原水土流失区和土壤贫瘠地块形成次生群落的重要组分^[1-2],在尾矿区修复中也发挥着重要作用^[3]。由于农业灌溉、水利工程和土地管理方案不当等因素导致黄土高原地区约有30%耕地面积受到土壤盐碱化的影响,且盐碱化程度及盐碱化面积呈逐年加剧趋势^[4],其中晋北地区盐碱地总面积约为 $1.88 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ^[5]。研究表明,土壤中高浓度钠离子会抑制植物的生长、发芽、蒸腾作用、光合作用等,造成严重的毒害作用^[6],每年约10%的作物因土地盐碱化导致减产^[7]。因此,极大限制了达乌里胡枝子的经济和生态价值。

此外,高盐浓度会改变土壤渗透和基质潜力,降低土壤微生物活性,进而导致土壤退化^[8]。微生物是土壤生物多样性的关键组成部分,同时土壤微生物和植物之间存在独特的共生关系,包括互作和空间上相邻^[9]。微生物可通过多种途径改善植物适应性和土壤质量,从而提高农作物生产力和土壤稳定性^[10-11]。根际是一个独特的生态位,蕴含丰富的微生物类群,其中一类具有直接或间接促进植物生长、提高植物抗性功能的有益细菌称为根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)^[12],其作用为:(1)可通过溶磷、解钾、产有机酸和铁载体、产植物激素如吲哚乙酸、赤霉素等促进植物的生长发育^[13];(2)分泌铁载体、1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)脱氨酶等,增强植物对盐碱、重金属等逆境的抗性 & 抗病性^[14-15]。

盐碱化是植物生存面临的主要非生物胁迫,也是制约农业生产力的关键因素^[16],利用耐盐促生菌能有效缓解盐碱胁迫对作物生长造成的毒害。不动杆菌属(*Acinetobacter*)属于假单

胞目(*Pseudomonadales*)莫拉菌科(*Moraxellaceae*),是一类在土壤中广泛分布且多兼具耐盐和促生功能的微生物^[17-18]。Han等^[19]从海边土壤中分离到1株在7% NaCl胁迫下可产生乳糖酸(lactobionic acid, LBA)的不动杆菌(*Acinetobacter halotolerans*) KRICT-1;赵廷伟等^[20]从甘肃地区盐碱土中分离出1株可在盐碱环境下(pH为9.0,盐浓度为20%、10%,pH为12.0)生长且兼具产IAA、解磷能力的不动杆菌菌株21;张巍等^[21]从羊草(*Leymus chinensis*)根际盐碱土分离出1株可在pH值为10或盐浓度为7.5%条件下生长,且兼具解磷功能的醋酸钙不动杆菌C111。耐盐的根际促生菌可降低盐胁迫对植物的毒害,提高植物生产性能^[22]。目前,关于醋酸钙不动杆菌的研究对象多为番茄(*Solanum lycopersicum*)^[23]、燕麦(*Avena sativa*)^[24]、苜蓿(*Medicago sativa*)^[18]、黄瓜(*Cucumis sativus*)^[24]等经济作物。接种醋酸钙不动杆菌SJ4后显著促进番茄幼苗根和芽的伸长,促进植物鲜重的增加,并显著提高了番茄幼苗对灰霉病菌(*Bacillus cinerea*)的抗病性。复合菌剂接种普罗威登斯菌(*Providencia rettgeri*) P2、克什米尔小陌生菌(*Advenella kashmirensis*) P4、醋酸钙不动杆菌(*Acinetobacter calcoaceticus*) P19、腐败沙雷菌(*Serratia plymuthica*) P35显著提高了燕麦、苜蓿、黄瓜幼苗的株高、根长、根平均直径、根表面积、根体积、叶绿素含量和抗氧化酶活性^[24]。此外,醋酸钙不动杆菌在柴油降解^[25]、土壤重金属修复^[26]和石油烃降解^[27]等方面也发挥着重要作用,但鲜有研究关注盐碱条件下醋酸钙不动杆菌与黄土高原地区生态修复植物的互作效应。

本团队前期从盐碱地达乌里胡枝子根际分离筛选得到2株具有解磷能力的中度耐盐醋酸钙不动杆菌DP25、DP27^[28]。在此基础上,本研

究结合黄土高原地区盐碱化程度和醋酸钙不动杆菌促生特性,开展醋酸钙不动杆菌与达乌里胡枝子互作研究,进一步分析盐碱条件下醋酸钙不动杆菌对达乌里胡枝子的促生效应。以期初步揭示其在盐胁迫下对达乌里胡枝子的促生机理,为微生物提高植物适应盐胁迫提供理论依据,同时对黄土高原地区盐碱地修复利用及醋酸钙不动杆菌促生机制研究具有重要意义。

1 材料与amp;方法

1.1 供试菌株及达乌里胡枝子种子

A. calcoaceticus 菌株 DP25 (GenBank 登录号: ON077030)和 DP27 (GenBank 登录号: ON077031)由本团队筛选,分离自达乌里胡枝子根际^[28]。

‘晋农 1 号’达乌里胡枝子种子由本团队选育,2014 年获国家草品种审定委员会审定的育成品种。

1.2 主要试剂和仪器

振荡培养箱,上海知楚仪器有限公司;酶标仪,博藤仪器有限公司;涡旋仪,大龙兴创实验仪器有限公司;光合仪,思爱迪(北京)生态科学仪器有限公司;根系扫描仪,中国中晶科技有限公司。

1.3 培养基

采用漫静等^[29]的方法使用 LB 培养基进行促生菌的常规培养;解钾培养基(g/L):葡萄糖 10.0,钾长石 2.5,NaH₂PO₄ 0.2,MgSO₄·7H₂O 0.2,NaCl 0.2,CaSO₄·7H₂O 0.1,CaCO₃ 5.0,琼脂 18.0,蒸馏水 1 000 mL,pH 7.0–7.5^[30]。改良金氏(modified King B, MKB)液体培养基(g/L):酪蛋白 5.0,甘油 15.0 mL,K₂HPO₄·7H₂O 2.5,MgSO₄·7H₂O 2.5,pH 7.2^[31];金氏培养基 B (King’s B medium, KMB, g/L):胰蛋白胨 20.0,K₂HPO₄·7H₂O 1.5,MgSO₄·7H₂O 1.5,甘油 10 mL,

色氨酸 0.5,pH 7.0^[32]。上述培养基均在 121 °C 高压灭菌锅中灭菌 20 min。

1.4 醋酸钙不动杆菌功能特性测定

1.4.1 菌悬液制备

供试菌株在 LB 液体培养基中活化培养 12 h 后,室温 10 000 r/min 离心 5 min,收集菌体,反复重悬 3 次,菌体重新悬浮于无菌水中,通过无菌水稀释至 OD₆₀₀ 值约为 0.1、0.5 和 0.8。

1.4.2 解钾能力测定

将菌株点接种于解钾固体培养基上,每株菌重复 3 次,28 °C、恒温培养 5 d,观察菌株周围是否出现透明圈,有透明圈则表明具有解钾能力。

1.4.3 产铁载体能力测定

将 0.5 mL 菌悬浮液(OD₆₀₀ 约为 0.5)接种于盛有 50 mL MKB 液体培养基的锥形瓶中,每组重复 3 次,28 °C、180 r/min 振荡培养箱培养 2 d。培养结束后,取适量发酵液 10 000 r/min 离心 10 min,取 3 mL 上清液与等体积 CAS 检测液充分混匀,避光静置 30 min,测定 OD₆₃₀ 值(As),测定未接种的 MKB 液体培养基 OD₆₃₀ 值(Ar),用相对铁载体表达量单位表示^[33]。

1.4.4 产 IAA 能力测定

将分离纯化后的菌株接种于 0.5 g/L 的 KMB (0.5 g/L L-色氨酸)液体培养基中,30 °C、180 r/min 振荡培养 48 h,10 000 r/min 离心 10 min,取 3 mL 上清液与等体积 Salkowski 比色液充分混合,未接菌培养基为对照,避光静置 30 min,颜色变粉红为具有产 IAA 能力菌株,并在 OD₅₃₀ 测定发酵液中 IAA 含量^[34]。

1.5 醋酸钙不动杆菌对达乌里胡枝子苗期生长影响

为了验证菌株分泌的激素对种子促生效应,挑选成熟饱满的达乌里胡枝子,用 10%次氯酸钠溶液浸泡 5 min,无菌水冲洗至无味。设置 2 个处理,A 处理:种子置于盛有待测菌菌悬液(OD₆₀₀ 约为 0.5)的无菌培养皿中浸泡 12 h;B 处理:

将种子置于盛有无菌水的无菌培养皿中浸泡 12 h。取出晾干种子表面水分,置于装有 2 层无菌滤纸的培养皿中,每皿 50 粒种子,每个处理 4 次重复,置于光照培养箱中,培养条件为 25 °C (16 h, 光照, 12 000 lx)/20 °C (8 h, 暗培养)。14 d 后统计达乌里胡枝子根长、茎长、苗长。

1.6 醋酸钙不动杆菌对达乌里胡枝子成株期生长的影响

1.6.1 盆栽土壤制备

供试土壤取自山西省晋中市人工栽培达乌里胡枝子种植田(112°60'E, 37°44'N),理化性质如表 1 所示。土壤过 2 mm 筛,备用。试验用盆为直径 15 cm、高 20 cm 的 PVC 管。

1.6.2 试验设计

盆栽试验在 2022 年 9–11 月于山西农业大学草业学院草地微生物实验室的植物培养间进行。共设置 3 个处理, A 处理:等量无菌水(control); B 处理:接种菌株 DP25; C 处理:接种菌株 DP27。每个处理 4 次重复。培养条件:白天温度为 23–25 °C,夜间温度 18–20 °C,光照强度 8 000 lx,光照周期为 16 h/8 h (光照/黑暗),相对湿度为 40%–50%。步骤:试验前将达乌里胡枝子种子进行消毒处理:用 10% NaClO 溶液表面消毒 5 min 后,无菌水冲洗至无味。无纺布于 121 °C 高压灭菌锅中灭菌 20 min, 75%酒精溶液擦拭

表 1 盆栽土壤基本理化性质
Table 1 Basic characteristics of soil for experiment

Item	Value
pH	8.60
Water soluble salt (g/kg)	5.33
Total phosphorus (g/kg)	0.57
Total nitrogen (g/kg)	1.20
Total potassium (g/kg)	18.71
Available phosphorus (mg/kg)	33.40
Alkaline hydrolysis nitrogen (mg/kg)	10.00
Available potassium (mg/kg)	275
Total iron (g/kg)	31.13
Saturation capacity (%)	24.01

PVC 管内外壁,装填 3.5 kg 过筛的土壤于 PVC 管中,加水至最大田间持水量的 75%左右,平衡 1 d 后。每盆 3 穴,每穴播种达乌里胡枝子种子 10 颗。待生长 7 d 后,间苗至每穴 1 株。待植株生长至第 10 天,处理施入菌悬液(10^8 CFU/mL),对照施入无菌水,间隔 7 d 施入 1 次,每次施入量均为 35 mL,共计 3 次。

管理培养 60 d 后,进行取样,测定植物光合指标、形态指标、生物量指标和土壤有效磷指标。试验期间,每隔 3 d 补充各 PVC 管缺失质量等量的无菌水。

1.6.3 测定指标

形态指标:采用直尺测定植株株高、根长;使用游标卡尺测定茎粗;量筒测定根系体积;采用 MRS-9600TFU2L 根系扫描仪测定并计算单株根系长度(cm)、表面积(cm^2)、根平均直径(mm)、根尖数。

光合指标:参考乙醇提取分光光度法^[35]测定叶绿素 a (chlorophyll a, Chl a)、叶绿素 b (chlorophyll b, Chl b)、叶绿素总量[Chl (a+b)]、叶绿素 a/叶绿素 b (Chl a/b)和类胡萝卜素(carotenoid, Car)含量;在 9:00–11:30,使用便携式光合仪 CI-340 测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)等参数。使用 PAM 2500 荧光仪测定叶片叶绿素荧光参数,叶片暗适应 30 min 后,测定暗适应后光系统 II (photo system II, PSII)的最大光化学效率(F_v/F_m)和 PSII 潜在活性(F_v/F_o)。

生物量指标:将地上部植株和地下部根系分开并清洗干净,分析天平测量并计算单株鲜重;根系活力采用 2,3,5-三苯基氯化四氮唑(2,3,5-triphenyltetrazolium chloride, TTC)法;将地上部植株和地下部根系装入档案袋,105 °C 杀青 30 min,75 °C 烘至恒重,分析天平测量并计算单株干重。

土壤指标:采用凯氏法测定土壤全氮;采用原子吸收光谱法测定土壤全铁;土壤有效磷测定采用钼锑抗比色法;采用火焰光度计法测定土壤

有效钾；根际土壤 pH 采用 pH 计测定。

1.7 数据分析

利用 Microsoft Excel 2019 整理数据, 使用 SPSS 20.0 进行数据分析, 对达乌里胡枝子干鲜重、株高、根长、茎粗、Chl a、Chl b、Chl (a+b)、Chl a/b 和 Car 等进行单因素方差分析和 Duncan 法多重比较($P<0.05$), 采用 Origin 2021 统计软件绘制达乌里胡枝子幼苗株高、根长和苗柱状图和达乌里胡枝子土壤养分含量柱状图。

2 结果与分析

2.1 醋酸钙不动杆菌功能特性测定

定性测定结果表明菌株 DP25 和 DP27 均具备产 IAA 能力。进一步测定菌株 DP25 和 DP27 产 IAA 的含量分别为 17.31 mg/L 和 1.01 mg/L (表 2), 铁载体的相对浓度分别为 53.13%、86.67%。此外, 菌株 DP25、DP27 可在解钾培养基上形成清晰的透明圈, 表明菌株 DP25、DP27 均具备解钾能力(图 1)。

表 2 菌株 DP25、DP27 产 IAA、铁载体、解钾能力测定结果

Table 2 Determination results of IAA, siderophore and potassium releasing ability of *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27

Strain	IAA (mg/L)	Siderophore (%)	Potassium release
DP25	17.31±1.01	53.13±3.55	+
DP27	1.01±0.80	86.67±0.98	+



图 1 菌株 DP25 和 DP27 解钾能力

Figure 1 Potassium-dissolving ability of strains DP25 and DP27.

2.2 醋酸钙不动杆菌对达乌里胡枝子幼苗的促生作用

如图 2 所示, 菌株 DP25 能够显著促进达乌里胡枝子幼苗的茎长、根长生长, 较无菌水处理分别提高了 19.21%、22.67% ($P<0.05$)。

2.3 醋酸钙不动杆菌对盐碱胁迫下达乌里胡枝子成株期生长影响

2.3.1 对盐碱胁迫下达乌里胡枝子光合作用的影响

如表 3 所示, 与无菌水对照组相比, 菌株 DP25 处理的达乌里胡枝子叶片 Chl a、Chl b、Chl (a+b)、Car 含量、 Fv/Fm 值和 Fv/Fo 值分别显著增加 43.97%、61.29%、47.62%、38.10%、2.67%和 10.47% ($P<0.05$); 菌株 DP27 处理的达乌里胡枝子叶片 Chl a、Chl b、Chl (a+b)、Car 含量、 Fv/Fm 值和 Fv/Fo 值分别显著增加 44.83%、58.06%、47.62%、35.71%、2.67%和 12.50% ($P<0.05$)。

与无菌水对照组相比(表 4), 菌株 DP25、

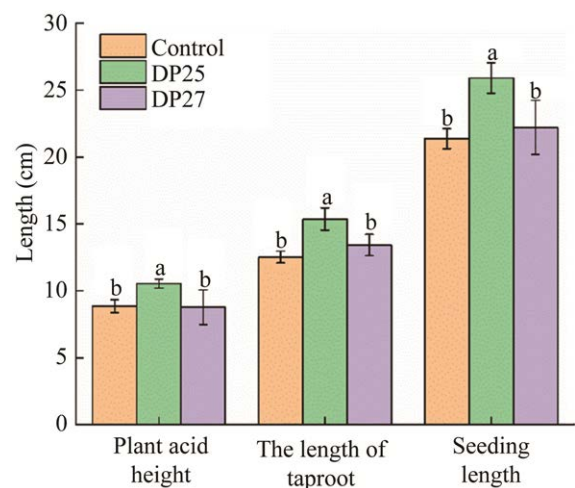


图 2 接种醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 对达乌里胡枝子幼苗生长指标的影响

Figure 2 The growth indexes of *Lespedeza daurica* seedlings was affected by *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27. Different letters represent significant differences in different treatment at 0.05 level.

表 3 接种醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 对达乌里胡枝子叶片光合色素含量及其叶绿素荧光参数的影响
Table 3 Effects on photosynthetic pigment content and chlorophyll fluorescence parameters of *Lespedeza davurica* leaves by *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27

Treatment	Chlorophyll content				Determination of fluorescent chlorophyll		
	Chl a (mg/kg)	Chl b (mg/kg)	Chl (a+b) (mg/kg)	Chl a/b	Car (mg/kg)	Fv/Fm	Fv/Fo
Control	1.16+0.06b	0.31+0.02b	1.47+0.08b	3.81+0.05a	0.42+0.02b	0.75+0.01b	2.96+0.15b
DP25	1.67+0.10a	0.50+0.09a	2.17+0.19a	3.42+0.36a	0.58+0.05a	0.77+0.01a	3.27+0.18a
DP27	1.68+0.10a	0.49+0.11a	2.17+0.14a	3.44+0.16a	0.57+0.04a	0.77+0.01a	3.33+0.13a

Different letters represent significant differences in different treatment at 0.05 level.

表 4 接种醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 对达乌里胡枝子 P_n 、 Tr 、 G_s 和 C_i 的影响

Table 4 Effects of inoculation with *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27 on P_n , Tr , G_s and C_i of *Lespedeza davurica*

Treatment	P_n	Tr	G_s	C_i
Control	5.89+1.31b	1.18+0.23a	74.67+4.34a	159.00+14.98b
DP25	9.73+1.78a	1.28+0.16a	79.60+6.54a	138.69+8.21ab
DP27	8.39+0.90a	1.39+0.49a	70.13+25.52a	135.56+16.34a

Different letters represent significant differences in different treatment at 0.05 level.

DP27 处理的达乌里胡枝子叶片 P_n 值分别增加 12.77%和 14.74% ($P<0.05$); 菌株 DP25、DP27 处理的达乌里胡枝子叶片 C_i 值分别降低 65.20%和 42.44% ($P<0.05$)。

2.3.2 对盐碱胁迫下达乌里胡枝子生长的影响

盐碱环境下, 接种菌株 DP25 后达乌里胡枝子株高、茎粗均显著高于无菌水对照组(表 5), 分别增加了 31.65%和 25.53% ($P<0.05$); 接种菌株 DP27 后达乌里胡枝子株高提高了 35.35%, 根长提升了 16.33%, 茎粗提高了 21.99% ($P<0.05$)。

接种菌株 DP25 后达乌里胡枝子根表面积、总根长及分叉数显著高于无菌水对照组(图 3 和表 5), 分别增加了 38.89%、38.33%、46.43% ($P<0.05$); 菌株 DP27 对达乌里胡枝子根系促生效果最为显著, 根体积、根表面积、总根尖数、分叉数和根系活力分别提高了 75.36%、90.21%、224.19%、75.72%和 43.03% ($P<0.05$)。

从不同水平根系指标总量及其占比情况分析, 与对照组相比(表 6), 菌株 DP25 和 DP27

均显著提高植株 $L<0.50$ cm、 $2.00\leq L<3.00$ cm、 $TL<2.00$ cm、 $SA<0.50$ cm² 和 $2.00\leq SA<3.00$ cm² 总量, 菌株 DP27 还可促进 $0.50\leq L<2.00$ cm、 3.00 cm $\leq L$ 、 $0.50\leq SA<2.00$ cm²、 3.00 cm² $\leq SA$ 积累 ($P<0.05$)。此外, 接种菌株 DP25 较对照 $2.00\leq L<3.00$ cm、 $0.50\leq TL<2.00$ cm 和 $2.00\leq SA<3.00$ cm² 占比显著提高, 接种菌株 DP27 较对照 $0.50\leq TL<2.00$ cm 占比显著提高, 而 $L<0.50$ cm、 $TL<0.50$ cm 和 $SA<0.50$ cm² 占比水平较对照显著降低($P<0.05$)。

2.3.3 对盐碱胁迫下达乌里胡枝子生物量的影响

植株地上部分鲜重提高了 36.05%, 地下部分鲜重提高了 45.00%, 地上部分干重提高了 47.27%, 地下部分干重提高了 71.43% ($P<0.05$)。

2.3.4 对土壤养分的影响

盐碱环境下, 接种菌株 DP25 后, 土壤有效磷含量较对照降低了 6.50% (图 4C); 土壤有效钾含量显著上升, 较对照提高了 3.06% (图 4D); 此外, 接种菌株 DP25 后土壤 pH 较对照下降了 0.89% ($P<0.05$) (图 4E)。

表 5 接种醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 对达乌里胡枝子生长指标的影响

Table 5 Effects of *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27 inoculation on growth indexes of *Lespedeza davurica*

Item	Treatment		
	Control	DP25	DP27
Plant acid height (cm/plant)	14.06±1.18b	18.51±1.58a	19.03±2.80a
Root length (cm/plant)	23.33±1.25b	25.53±1.25ab	27.14±2.63a
Whole plant length (cm/plant)	37.38±1.41b	44.04±0.88a	46.17±5.21a
Stem thick (cm/plant)	46.17±5.21a	1.77±0.09a	1.72±0.11a
Root top ratio	0.13±0.02a	0.13±0.01a	0.13±0.01a
Aboveground fresh weight (g/plant)	2.33±0.36b	2.59±0.32ab	3.17±0.68a
Underground fresh weight (g/plant)	0.60±0.06b	0.57±0.11b	0.87±0.33a
Terrestrial dry matter (g/plant)	0.55±0.05b	0.65±0.09b	0.81±0.15a
Underground weights (g/plant)	0.07±0.01b	0.08±0.01b	0.12±0.02a
Root volume (m ³ /plant)	0.69±0.07b	0.84±0.09b	1.21±0.28a
Root surface (cm ² /plant)	60.76±9.45c	84.39±8.02b	115.57±11.45a
Total root length (cm/plant)	285.89±46.04c	395.48±28.06b	485.69±68.71a
Mean diameter (cm/plant)	0.90±0.22a	0.77±0.03a	0.91±0.07a
Root tips number	331.75±14.92b	577.00±138.57b	1075.5±257.33a
Bifurcation number	407.42±80.68b	596.17±64.73a	715.92±119.71a
Root activity (μg/(g·h))	93.23±9.15b	83.64±4.79b	133.35±8.33a

Different letters represent significant differences in different treatment at 0.05 level.

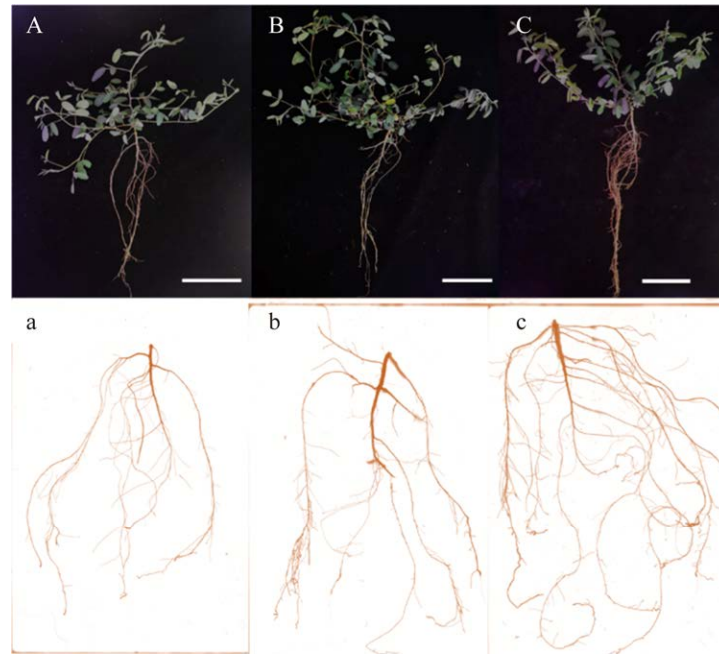


图 3 接种醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 对达乌里胡枝子植株地上部分及其地下根系结构的影响

Figure 3 The Structure of aboveground parts and underground roots of *Lespedeza davurica* was affected by *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27. A, a: The structure of aboveground parts and underground roots of *L. davurica* in control. B, b: The structure of aboveground parts and underground roots of *Lespedeza davurica* inoculated with strain DP25. C, c: The structure of aboveground parts and underground roots of *L. davurica* inoculated with strain DP24. White line segment for 10 cm ruler.

表 6 接种醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 对达乌里胡枝子不同水平根系长度(L, cm)、根尖长度(TL, cm)、表面积(SA, cm²)总量的影响

Table 6 Effects of *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27 on root length (L), root tip length (TL) and surface area (SA) of *Lespedeza davurica* at different levels

Treatment	L				TL			SA			
	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	TL ₁	TL ₂	TL ₃	SA ₁	SA ₂	SA ₃	SA ₄
Control	490.83± 74.15b	320.06± 82.84b	21.87± 16.85b	24.91± 19.30b	244.81± 25.07c	51.84± 7.75c	13.12± 12.53a	15.81± 2.53b	28.23± 6.58b	5.07± 3.87b	8.91± 6.77b
Prencent (%)	51.34± 2.85a	36.91± 4.33a	2.76± 2.35b	2.98± 2.22a	78.96± 3.21a	16.67± 1.26c	4.36± 4.32a	27.56± 4.94a	48.98± 11.20a	8.69± 6.38b	14.76± 10.34a
DP25	656.81± 55.90a	446.32± 70.63b	69.31± 11.09a	13.99± 4.13b	335.01± 35.44b	93.70± 11.48b	5.84± 2.04a	21.01± 1.91a	37.92± 5.88b	16.74± 2.41a	4.92± 1.39b
Prencent (%)	55.46± 4.47a	37.52± 4.08a	5.83± 0.70a	1.19± 0.36a	77.10± 1.55a	21.55± 1.18b	1.35± 0.48a	26.20± 2.83ab	46.89± 3.02a	20.72± 1.41a	6.19± 2.06a
DP27	733.45± 105.13a	618.46± 105.66a	58.85± 4.88a	46.31± 4.86a	431.55± 75.48a	184.90± 14.73a	16.60± 2.02a	24.17± 3.20a	55.11± 7.36a	15.01± 5.92a	16.07± 1.76a
Prencent (%)	50.33± 1.59b	42.36± 1.87a	4.07± 0.37ab	3.25± 0.67a	67.93± 2.59b	29.40± 2.04a	2.67± 0.57a	21.85± 1.18b	49.85± 2.40a	13.62± 0.66b	14.68± 2.14a

L, TL, SA: Root length, root tip length and surface area of *L. davurica*; L₁, L₂, L₃ and L₄: L<0.50 cm, 0.50≤L<2.00 cm, 2.00≤L<3.00 cm and 3.00 cm≤L; TL₁, TL₂ and TL₃: TL<0.50 cm, 0.50≤TL<2.00 cm and 2.00 cm≤TL; SA₁, SA₂, SA₃ and SA₄: SA<0.50 cm², 0.50≤SA<2.00 cm², 2.00≤SA<3.00 cm² and 3.00 cm²≤SA. Prencent (%) indicates the proportion. Different letters represent significant differences in different treatment at 0.05 level.

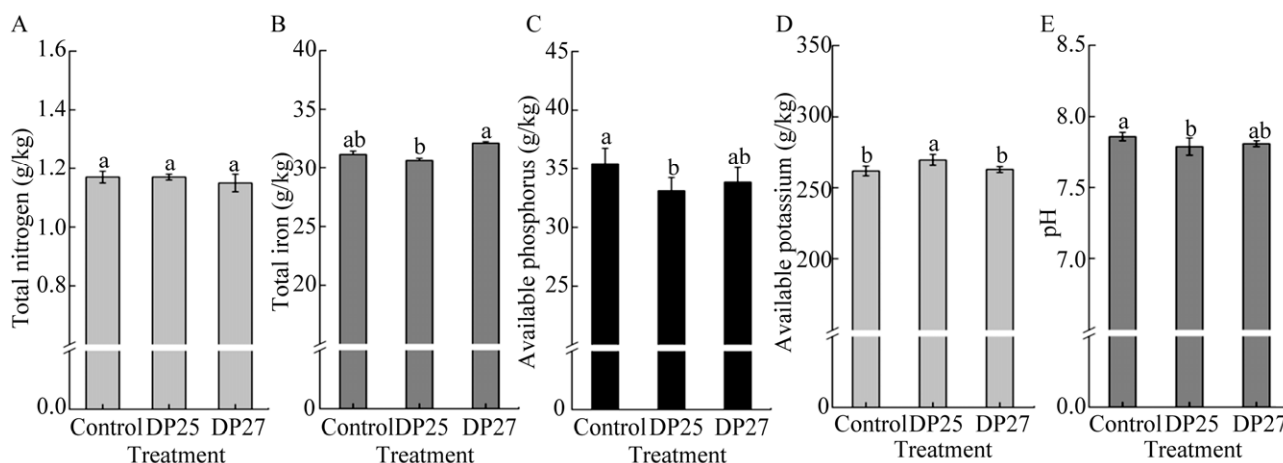


图 4 接种醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 对土壤养分的影响

Figure 4 Effects of *Acinetobacter calcoaceticus* DP25 and DP27 inoculation on soil nutrient. Different letters represent significant differences in different treatment at 0.05 level.

3 讨论与结论

醋酸钙不动杆菌是一类在土壤中广泛分布且多具有促生功能的微生物^[17]。醋酸钙不动杆菌类促生菌具有或兼具固氮、解磷、解钾、产

IAA、产铁载体等能力^[36-37]。本文研究对象醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 同时具备产 IAA、解钾能力和产铁载体等能力。IAA 作为植物中最重要生长素之一，在调节植物生长发育等方面发挥着重要的作用^[38]。从美国龙舌兰(*Agave*

americana) 根际分离出的醋酸钙不动杆菌 ACO-40 产 IAA 含量为 8.5 mg/L^[37], 远低于菌株 DP25 产 IAA 含量, 远高于菌株 DP27 产 IAA 含量, 盆栽实验表明菌株 ACO-40 显著促进美国龙舌兰植株干重和叶片数的积累, 分别增加了 61.84% 和 125.00%。而 Li 等^[24]从三叶草 (*Trifolium*) 根际分离的醋酸钙不动杆菌 P19 不具备产 IAA 能力, 这可能是由于菌株自身遗传特性所引起的促生功能差异。产铁载体能力的根际促生菌可直接供给作物铁营养, 有效抑制作物病害的发生, 促进作物生长^[39-40]; 此外, 铁载体还可以通过螯合金属提高作物对重金属的耐受性^[41-42]。但醋酸钙不动杆菌 DP25 和 DP27 分泌的铁载体是否可提高达乌里胡枝子对抗病性、重金属耐受等能力, 还需要进一步试验论证。总之, 上述结果表明醋酸钙不动杆菌是具有良好应用潜力的 PGPR 菌种。

通过纸培养基法研究醋酸钙不动杆菌对达乌里胡枝子幼苗促生作用, 结果表明菌株 DP25 可显著促进达乌里胡枝子幼苗根长、茎长, 菌株 DP27 对达乌里胡枝子无显著促生作用, 究其原因可能是由于纸培养基中不存在外源性养分, 植物激素在植物生长中发挥着主导作用, 菌株 DP25 较菌株 DP27 具有更优的产 IAA 能力, 而 IAA 可促进植物根系新陈代谢及根系的发育, 进而增加植物对水分及养分的吸收, 从而促进植物生长。因此, 纸培养基法可作为初步验证微生物促生能力及其部分促生机制的手段。

光合作用能够为植物生长发育提供必需的物质与能量, 是植物最主要的代谢活动之一^[43]。光合色素包括叶绿素和类胡萝卜素, 其中叶绿素是植物光合光能捕获的关键物质, 叶绿素含量在某种程度上可反映植物光合作用及其抗逆能力强弱^[44]。本研究发现在盐碱条件下, 接种菌株 DP25 和 DP27 的达乌里胡枝子叶片叶绿素含

量显著高于对照, 这与王艳宇等^[45]的研究一致, 这可能是由于盐碱胁迫会造成叶绿素含量的下降^[46], 而促生菌对受盐碱胁迫的叶绿体有保护作用, 减缓了叶绿素的降解, 进而缓解盐碱胁迫对植物的毒害。一定程度的盐碱胁迫会促使植物叶片中净光合速率下降^[47]。杨丽娟等^[48]发现盐碱胁迫下施用产酸克雷伯氏菌 (*Klebsiella oxytoca*) 显著提高玉米幼苗光合速率、蒸腾速率、气孔导度, 与本研究结论存在差异。本研究中, 接种菌株 DP25 和 DP27 的达乌里胡枝子植株的净光合速率显著升高, 胞间 CO₂ 浓度显著降低, 而气孔导度、蒸腾速率无显著差异, 造成这一差异的原因可能是由于促生菌影响植物光合机制的途径不同。此外, 接种菌株 DP25 和 DP27 后植物光合速率的显著提高, 表明促生菌缓解了盐碱胁迫对达乌里胡枝子光合的限制^[49]。这是由于叶绿素含量在光合作用中起特殊作用, 光合色素的减少会降低植物生长的光合作用速率^[46], 接种菌株 DP25 和 DP27 后减缓了达乌里胡枝子叶绿素的降解, 叶肉细胞的光合活性增强, 从而提高植物光合速率, 进而降低植物胞间 CO₂ 浓度。

叶绿素荧光参数可作为光合诱导的探针, 能够快速无损地检测 PSII 光系统对逆境的响应机制, 还可间接反映光合作用的光能吸收传递情况和光合诱导能量的利用耗散过程^[50]。盐碱胁迫会对植物叶绿体造成损伤, 因此掌握叶绿素荧光参数的变化规律有助于明确盐碱胁迫对植物光合结构的损伤情况, 同时有利于探究盐碱条件下植物光合作用对接种促生菌的响应。PSII 的最大光能转化效率 (F_v/F_m 值) 表示 PSII 原初光化学效率, 主要用来反映 PSII 复合物的光抑制是否受到伤害, 若 F_v/F_m 值降低, 则表明发生了光抑制现象, 进而导致植物光合活性降低^[51]。本研究中, 盐碱胁迫下达乌里胡枝子植株叶片的 F_v/F_m 值和 F_v/F_o 值较低, 接种菌株 DP25 和

DP27 后显著缓解了盐碱胁迫对达乌里胡枝子植株叶片叶绿素荧光参数的抑制,说明盐碱胁迫下达乌里胡枝子植株 PSII 结构及其生理状态受到破坏,使得光合电子由 PSII 反应中心向下游电子传递受到抑制,极大地降低了原初光能捕获效率^[51]。而接种菌株 DP25 和 DP27 可提高光能转化效率,从而提高达乌里胡枝子植株的光合能力,缓解叶绿体损伤,促进植物干物质积累和根系发育。

根系是连接植物地上与地下部分的唯一枢纽,当植物暴露在盐碱胁迫下时,根系最先感知到胁迫信息,并逐步传递到地上部分^[52]。长期的盐碱胁迫最终会导致植物产生生理干旱^[53],而根系形态结构和生理特征是影响植物对水分的吸收与运输的主要因素。因此,良好的根系结构和生理状态在缓解植物盐碱胁迫中发挥着重要作用^[54]。盐碱胁迫下,接种菌株 DP25 和 DP27 后达乌里胡枝子总根长、根表面积、根体积、根尖数和分枝数均显著升高,表明菌株 DP25 和 DP27 在盐碱条件下对达乌里胡枝子根系形态建成仍具有较好的促生效果。这可能是与微生物分泌的激素、土壤磷养分供给充足存在着潜在联系,低浓度的 IAA 可促进植物根尖细胞的伸长^[55];同时菌株 DP25 和 DP27 具备较好的解磷能力,土壤有效磷供给较为充足,促进了植物根系的形成和生长,进而提高植物对逆境的适应能力。但接种菌株 DP25 和 DP27 后对植物根系形态指标促生效应存在差异,与纸培养基试验结果不一致。与 Zhang 等^[56]的研究一致,醋酸钙不动杆菌 P19 仅对无盐胁迫条件下燕麦(*Avena sativa*)表现出显著的促生作用,盐胁迫条件下对燕麦无促生效应,这可能是由于盐碱胁迫抑制菌株的促生特性,进而导致菌株 DP25 促生能力减弱。细根是根系中生理活性最高的植物成分,主要负责吸收大量的水分和养分^[57],发达的根系

构型有利于在土壤多方位、多空间的吸收水分和养分^[54]。接种菌株 DP25 和 DP27 均显著促进盐碱胁迫达乌里胡枝子根系发育,表明微生物在植物根系发育中发挥着积极作用,促使植物根系在胁迫环境中扩展,通过植物丰富的根系从盐碱土壤中捕获最大限度的水源^[54]。由此可见,菌株 DP25 和 DP27 有助于达乌里胡枝子缓解盐碱胁迫,促进植物生长发育,表明菌株 DP25 和 DP27 在促进植株适应盐碱胁迫方面具有良好的应用潜力。

盐碱胁迫会限制植物地上部分生长和发育^[58],而本研究中发现接种醋酸钙不动杆菌显著促进植物地上部分生长及生物量积累,这可能是由于接种菌株 DP25 和 DP27 促进了植物根系生长和植物的光合作用,缓解植物的水分胁迫,确保为植物光合作用、生长和维持提供充足的水和养分^[59]。接种菌株 DP25 植株的地下鲜重、地上和地下生物量显著低于接种菌株 DP27 达乌里胡枝子植株,这可能是由于接种菌株 DP25 的植物根系活力不佳,限制了地下部分对地上部分的水分及矿物质养分的供给,进而影响植物的生长发育。此外,菌株 DP25 和 DP27 还需进一步在不同程度盐碱环境下进行大田试验验证其促生稳定性。

菌株 DP25 和 DP27 对达乌里胡枝子在幼苗期和成株期均具有促生作用。其中,菌株 DP25 显著促进达乌里胡枝子幼苗生长;盆栽试验中接种菌株 DP25 和 DP27 可提高达乌里胡枝子成株耐盐碱能力,显著促进达乌里胡枝子光合能力和根形态的建成。综上所述,醋酸钙不动杆菌作为土壤中常见的耐盐微生物,在耐盐碱促生菌剂的开发和应用方面具有巨大的潜力,可为黄土高原地区盐碱地建植达乌里胡枝子提供菌种资源。

参考文献

- [1] ZHAO X, ZHAO YX, GUAN SB, DONG KH, LI DY. Seed production and yield components of *Lespedeza davurica* in response to N, P, and K fertilization and plant density[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2022, 45(20): 3057-3065.
- [2] 赵国靖, 徐伟洲, 郭亚力, 吴爱姣, 陈吉, 徐炳成. 达乌里胡枝子根系形态特征对土壤水分变化的响应[J]. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(3): 484-490.
ZHAO GJ, XU WZ, GUO YL, WU AJ, CHEN J, XU BC. Responses of root system of *Lespedeza davurica* L. to soil water change[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2014, 20(3): 484-490 (in Chinese).
- [3] HU YL, MGELWA AS, SINGH AN, ZENG DH. Differential responses of the soil nutrient status, biomass production, and nutrient uptake for three plant species to organic amendments of placer gold mine-tailing soils[J]. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(9): 2836-2845.
- [4] KE ZM, LIU XL, MA LH, FENG Z, TU W, DONG QG, JIAO F, WANG ZL. Rainstorm events increase risk of soil salinization in a loess hilly region of China[J]. *Agricultural Water Management*, 2021, 256: 107081.
- [5] 姚蒙蒙, 郭琛文, 赫凤彩, 张琦, 任国华. 晋北盐碱草地土壤化学计量特征及其与植物多样性的关系[J]. *草地学报*, 2021, 29(12): 2800-2807.
YAO MM, GUO CW, HE FC, ZHANG Q, REN GH. Soil stoichiometric characteristics and its relationship with plant diversity in saline-alkali grassland of northern Shanxi[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(12): 2800-2807 (in Chinese).
- [6] ONEY-BIROL S. Exogenous L-carnitine promotes plant growth and cell division by mitigating genotoxic damage of salt stress[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 17229.
- [7] SHEN Y, IRFAN UM, SHABIR H, ABDELMOHSEN A. Sustainable food production, forest biodiversity and mineral pricing: interconnected global issues[J]. *Resources Policy*, 2020, 65: 101583.
- [8] 鲁凯珩, 金杰人, 肖明. 微生物肥料在盐碱土壤中的应用展望[J]. *微生物学通报*, 2019, 46(7): 1695-1705.
LU KH, JIN JR, XIAO M. Prospect of microbial fertilizer in saline soil[J]. *Microbiology China*, 2019, 46(7): 1695-1705 (in Chinese).
- [9] ZAND AD, TABRIZI AM, HEIR AV. The influence of association of plant growth-promoting rhizobacteria and zero-valent iron nanoparticles on removal of antimony from soil by *Trifolium repens*[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(34): 42815-42829.
- [10] MUNIR N, HASNAIN M, ROESSNER U, ABIDEEN Z. Strategies in improving plant salinity resistance and use of salinity resistant plants for economic sustainability[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2022, 52(12): 2150-2196.
- [11] RAJPUT RS, SINGH P, SINGH J, RAY S, VAISHNAV A, SINGH HB. Seed biopriming through beneficial rhizobacteria for mitigating soil-borne and seed-borne diseases[M]//*Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management*. Singapore: Springer Singapore, 2019: 201-215.
- [12] TABASSUM B, KHAN A, TARIQ M, RAMZAN M, IQBAL KHAN MS, SHAHID N, AALIYA K. Bottlenecks in commercialisation and future prospects of PGPR[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 121: 102-117.
- [13] TSUKANOVA KA, MEYER JJM, BIBIKOVA TN. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria on plant hormone homeostasis[J]. *South African Journal of Botany*, 2017, 113: 91-102.
- [14] ZERROUK IZ, RAHMOUNE B, KHELIFI L, MOUNIR K, BALUSKA F, LUDWIG-MÜLLER J. Algerian Sahara PGPR confers maize root tolerance to salt and aluminum toxicity via ACC deaminase and IAA[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2019, 41(6): 91.
- [15] BETOUDJI F, EL RAHMAN TA, MILLER MJ, GHOSH M, JACQUES M, BOUARAB K, MALOUIN F. A siderophore analog of fimsbactin from *Acinetobacter* hinders growth of the phytopathogen *Pseudomonas syringae* and induces systemic priming of immunity in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Pathogens (Basel, Switzerland)*, 2020, 9(10): 806.
- [16] SHAHZAD B, FAHAD S, TANVEER M, SAUD S, ALI KHAN I. Plant responses and tolerance to salt stress[M]//*Approaches for Enhancing Abiotic Stress Tolerance in Plants*. Boca Raton, FL: CRC Press, Taylor & Francis Group, 2019: 61-78.
- [17] SACHDEV D, NEMA P, DHAKEPHALKAR P, ZINJARDE S, CHOPADE B. Assessment of 16S rRNA gene-based phylogenetic diversity and promising plant growth-promoting traits of *Acinetobacter* community from the rhizosphere of wheat[J]. *Microbiological Research*, 2010, 165(8): 627-638.

- [18] 撤冬荣, 侯栋, 姚拓, 兰晓君, 朱瑞婷. 莴笋根部促生菌筛选与促生特性测定[J]. 干旱地区农业研究, 2020, 38(3): 127-133.
HAN DR, HOU D, YAO T, LAN XJ, ZHU RT. Lettuce root growth promoting bacteria screening and determination of growth promoting properties[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020, 38(3): 127-133 (in Chinese).
- [19] HAN HJ, EOM GT. Production of lactobionic acid at high salt concentrations by *Acinetobacter halotolerans* isolated from seaside soil[J]. *Bioprocess and Biosystems Engineering*, 2022, 45(10): 1683-1691.
- [20] 赵廷伟, 彭轶楠, 梁燕, 王治业, 季彬. 耐盐碱微生物菌种的筛选鉴定及其功能性与促生性[J]. 微生物学通报, 2022, 49(10): 4033-4047.
ZHAO TW, PENG YN, LIANG Y, WANG ZY, JI B. Screening and identification of saline-alkali-resistant microbial strains and research on their functions and growth-promoting properties[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(10): 4033-4047 (in Chinese).
- [21] 张巍, 冯玉杰, 胡纯国, 王鑫. 耐盐碱解磷菌的分离鉴定及解磷能力研究[J]. 土壤通报, 2009, 40(3): 572-575.
ZHANG W, FENG YJ, HU CG, WANG X. Isolation, identification and phosphate-solubilizing capability of saline-alkali tolerance PSMs[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2009, 40(3): 572-575 (in Chinese).
- [22] SHAH G, JAN M, AFREEN M, ANEES M, REHMAN S, DAUD MK, MALOOK I, JAMIL M. Halophilic bacteria mediated phytoremediation of salt-affected soils cultivated with rice[J]. *Journal of Geochemical Exploration*, 2017, 174: 59-65.
- [23] FOUGHALIA A, BOUAOUD Y, CHANDEYSSON C, DJEDIDI M, TAHIRINE M, AISSAT K, NICOT P. *Acinetobacter calcoaceticus* SJ19 and *Bacillus safensis* SJ4, two Algerian rhizobacteria protecting tomato plants against *Botrytis cinerea* and promoting their growth[J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2022, 32(1): 1-8.
- [24] LI HY, QIU YZ, YAO T, MA YC, ZHANG HR, YANG XL. Effects of PGPR microbial inoculants on the growth and soil properties of *Avena sativa*, *Medicago sativa*, and *Cucumis sativus* seedlings[J]. *Soil and Tillage Research*, 2020, 199: 104577.
- [25] HO MT, LI MSM, McDOWELL T, MacDONALD J, YUAN ZC. Characterization and genomic analysis of a diesel-degrading bacterium, *Acinetobacter calcoaceticus* CA16, isolated from Canadian soil[J]. *BMC Biotechnology*, 2020, 20(1): 39.
- [26] CHEN B, MA XX, LIU GQ, XU XM, PAN FS, ZHANG J, TIAN SK, FENG Y, YANG XE. An endophytic bacterium *Acinetobacter calcoaceticus* Sasm3-enhanced phytoremediation of nitrate-cadmium compound polluted soil by intercropping *Sedum alfredii* with oilseed rape[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(22): 17625-17635.
- [27] 王之语, 原陇苗, 刘艳红, 马荣, 吴应琴. 高效耐盐碱石油烃降解菌筛选及降解特性研究[J]. 沉积学报, 2022, 40(3): 849-860.
WANG ZY, YUAN LM, LIU YH, MA R, WU YQ. Screening and degradation characteristics of high efficiency saline alkali-resistant petroleum hydrocarbon degrading bacteria[J]. *Acta Sedimentologica Sinica*, 2022, 40(3): 849-860 (in Chinese).
- [28] 黄臣, 杨凯元, 高鹏, 梁银萍, 韩玲娟, 赵祥. 达乌里胡枝子根际解磷细菌的筛选、鉴定及特性研究[J]. 草地学报, 2022, 30(9): 2345-2355.
HUANG C, YANG KY, GAO P, LIANG YP, HAN LJ, ZHAO X. Screening, identification and characteristics of phosphate-solubilizing microorganisms in *Lespedeza daurica*[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(9): 2345-2355 (in Chinese).
- [29] 漫静, 唐波, 邓波, 李佳欢, 何玉娟, 张佳良. 羊草根际促生菌的分离筛选及促生作用研究[J]. 草业学报, 2021, 30(1): 59-71.
MAN J, TANG B, DENG B, LI JH, HE YJ, ZHANG JL. Isolation, screening and beneficial effects of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in the rhizosphere of *Leymus chinensis*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(1): 59-71 (in Chinese).
- [30] 曹晶晶, 熊悯梓, 钞亚鹏, 赵盼, 汪志琴, 仲乃琴. 极耐盐碱固氮菌的分离鉴定及固氮特性研究[J]. 微生物学报, 2021, 61(11): 3483-3495.
CAO JJ, XIONG MZ, CHAO YP, ZHAO P, WANG ZQ, ZHONG NQ. Isolation and identification of extremely salt-tolerant azotobacter and its nitrogen-fixing characteristics[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(11): 3483-3495 (in Chinese).
- [31] 刘长征, 姜晓琳, 蔡启忠, 周良云, 杨全. 何首乌根际促生菌的筛选及其对何首乌种子萌发的影响[J]. 中国中药杂志, 2021, 46(20): 5247-5252.
LIU CZ, JIANG XL, CAI QZ, ZHOU LY, YANG Q. Screening of plant growth-promoting rhizobacteria and its effect on seed germination of *Polygonum multiflorum*[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2021, 46(20): 5247-5252 (in Chinese).

- [32] 王改萍, 祝长青, 王茹. 一株耐盐甲基杆菌 *Methylobacterium* sp. W-1 的分离及促生潜能研究[J]. 微生物学通报, 2021, 48(11): 4134-4144.
WANG GP, ZHU CQ, WANG R. Isolation and growth-promoting potential of a salt tolerant strain of *Methylobacterium* sp. W-1[J]. Microbiology China, 2021, 48(11): 4134-4144 (in Chinese).
- [33] PATEL PJ, BHATT S, PATEL H, SARAF M. Iron chelating bacteria: a carrier for biofortification and plant growth promotion[J]. Journal of Biological Studies, 2020, 3(3): 111-120.
- [34] PANIGRAHI S, MOHANTY S, RATH CC. Characterization of endophytic bacteria *Enterobacter cloacae* MG00145 isolated from *Ocimum sanctum* with indole acetic acid (IAA) production and plant growth promoting capabilities against selected crops[J]. South African Journal of Botany, 2020, 134: 17-26.
- [35] 郭铎艳, 叶胜海, 翟荣荣, 朱国富, 俞法明, 巫明明, 叶靖, 张小明. 水稻叶早衰突变体 es33 的鉴定和基因定位[J]. 核农学报, 2022, 36(12), 2317-2329.
GUO HY, YE SH, ZHAI RR, ZHU GF, YU FM, WU MM, YE J, ZHANG XM. Characterization and gene mapping of leaf early senescence mutant es33 in rice[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2022, 36(12): 2317-2329 (in Chinese).
- [36] de la TORRE-RUIZ N, RUIZ-VALDIVIEZO VM, RINCÓN-MOLINA CI, RODRÍGUEZ-MENDIOLA M, ARIAS-CASTRO C, GUTIÉRREZ-MICELI FA, PALOMEQUE-DOMINGUEZ H, RINCÓN-ROSALES R. Effect of plant growth-promoting bacteria on the growth and fructan production of *Agave americana* L.[J]. Brazilian Journal of Microbiology, 2016, 47(3): 587-596.
- [37] PRAJAPATI J, YADAV J, JAISWAL DK, PRAJAPATI B, TIWARI S, YADAV J. Salt tolerant indigenous Zn solubilizing bacteria isolated from forest organic soils promotes yield and root growth in *Oryza sativa* under zinc deficient alluvial soil[J]. Geomicrobiology Journal, 2022, 39(6): 465-476.
- [38] SUN HM, ZHANG JK, LIU WT, WENHUI E, WANG X, LI H, CUI YR, ZHAO DY, LIU K, DU BH, DING YQ, WANG CQ. Identification and combinatorial engineering of indole-3-acetic acid synthetic pathways in *Paenibacillus polymyxa*[J]. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts, 2022, 15(1): 81.
- [39] CUI KP, XU T, CHEN JW, YANG HY, LIU XM, ZHUO R, PENG YH, TANG W, WANG R, CHEN LS, ZHANG X, ZHANG Z, HE ZL, WANG XN, LIU CX, CHEN YZ, ZHU YH. Siderophores, a potential phosphate solubilizer from the endophyte *Streptomyces* sp. CoT10, improved phosphorus mobilization for host plant growth and rhizosphere modulation[J]. Journal of Cleaner Production, 2022, 367: 133110.
- [40] 毛得奖, 朱亚玲, 韩宁. 假单胞菌铁载体及色素研究[J]. 微生物学通报, 2013, 40(3): 500-516.
MAO DJ, ZHU YL, HAN N. Siderophores and pigments produced by *Pseudomonas* bacteria[J]. Microbiology China, 2013, 40(3): 500-516 (in Chinese).
- [41] ROSKOVA Z, SKAROHLID R, MCGACHY L. Siderophores: an alternative bioremediation strategy?[J]. The Science of the Total Environment, 2022, 819: 153144.
- [42] 孙韵雅, 陈佳, 王悦, 程济南, 韩庆庆, 赵祺, 李惠茹, 李慧萍, 何傲蕾, 缙晶毅, 吴永娜, 牛舒琪, 索升州, 李静, 张金林. 根际促生菌促生理理及其增强植物抗逆性研究进展[J]. 草地学报, 2020, 28(5): 1203-1215.
SUN YY, CHEN J, WANG Y, CHENG JN, HAN QQ, ZHAO Q, LI HR, LI HP, HE AL, GOU JY, WU YN, NIU SQ, SUO SZ, LI J, ZHANG JL. Advances in growth promotion mechanisms of PGPRs and their effects on improving plant stress tolerance[J]. Acta Agrestia Sinica, 2020, 28(5): 1203-1215 (in Chinese).
- [43] MÜLLER M, MUNNÉ-BOSCH S. Hormonal impact on photosynthesis and photoprotection in plants[J]. Plant Physiology, 2021, 185(4): 1500-1522.
- [44] 周小梅, 董萌, 余红兵, 谭淑端, 杨楠. 促生菌对 Cd 胁迫下萎蒿光合特性的影响[J]. 草地学报, 2022, 30(2): 348-355.
ZHOU XM, DONG M, YU HB, TAN SD, YANG N. Effects of plant growth-promoting bacteria on photosynthetic characteristics of *Artemisia selengensis* under cadmium stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(2): 348-355 (in Chinese).
- [45] 王艳宇, 向君亮, 周妍, 刘权, 殷奎德, 张兴梅. 耐盐碱细菌 DQSA1 的分离鉴定及盐碱胁迫下对绿豆的促生作用[J]. 微生物学通报, 2021, 48(8): 2653-2664.
WANG YY, XIANG JL, ZHOU Y, LIU Q, YIN KD, ZHANG XM. Isolation and identification of saline-alkali tolerance bacteria DQSA1 and its growth-promoting effect on mung bean under saline-alkali stress[J]. Microbiology China, 2021, 48(8): 2653-2664 (in Chinese).
- [46] FATIMA A, HUSSAIN S, HUSSAIN S, ALI B, ASHRAF U, ZULFIQAR U, ASLAM Z, AL-ROBAI

- SA, ALZHRANI FO, HANO C, EL-ESAWI MA. Differential morphophysiological, biochemical, and molecular responses of maize hybrids to salinity and alkalinity stresses[J]. *Agronomy*, 2021, 11(6): 1150.
- [47] SUN JK, HE L, LI T. Response of seedling growth and physiology of *Sorghum bicolor* (L.) Moench to saline-alkali stress[J]. *PLoS One*, 2019, 14(7): e0220340.
- [48] 杨丽娟, 王玉凤, 张翼飞, 付健, 于立红, 邓杰, 杨克军. 产酸克雷伯氏菌提高玉米幼苗耐盐碱胁迫的机理[J]. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(6): 1044-1054.
- YANG LJ, WANG YF, ZHANG YF, FU J, YU LH, DENG J, YANG KJ. *Klebsiella oxytoca* improves resistance of maize seedling to saline-alkali stress[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2021, 27(6): 1044-1054 (in Chinese).
- [49] ARKHIPOVA TN, VESELOV SU, MELENTIEV AI, MARTYNENKO EV, KUDOYAROVA GR. Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants[J]. *Plant and Soil*, 2005, 272(1): 201-209.
- [50] 吴鹏, 吕剑, 郁继华, 刘娜, 李金武, 金莉, 金宁, 王舒亚. 褪黑素对盐碱复合胁迫下黄瓜幼苗光合特性和渗透调节物质含量的影响[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1901-1910.
- WU P, LV J, YU JH, LIU N, LI JW, JIN L, JIN N, WANG SY. Effects of melatonin on photosynthetic properties and osmoregulatory substance contents of cucumber seedlings under salt-alkali stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(7): 1901-1910 (in Chinese).
- [51] 金祎婷, 刘文辉, 刘凯强, 梁国玲, 贾志锋. 全生育期干旱胁迫对‘青燕 1 号’燕麦叶绿素荧光参数的影响[J]. *草业学报*, 2022, 31(6): 112-126.
- JIN YT, LIU WH, LIU KQ, LIANG GL, JIA ZF. Effect of water deficit stress on the chlorophyll fluorescence parameters of *Avena sativa* ‘Qingyan No.1’ over the whole crop growth period[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(6): 112-126 (in Chinese).
- [52] AN Y, GAO Y, TONG SZ, LIU B. Morphological and physiological traits related to the response and adaptation of *Bolboschoenus planiculmis* seedlings grown under salt-alkaline stress conditions[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 567782.
- [53] 张银翠, 姚拓, 赵桂琴, 徐茜, 王振龙, 包康, 撤冬荣. 耐盐促生菌筛选鉴定及对盐胁迫燕麦生长的影响[J]. *草地学报*, 2021, 29(12): 2645-2652.
- ZHANG YC, YAO T, ZHAO GQ, XU Q, WANG ZL, BAO K, HAN DR. Screening and identification of salt-tolerant growth promoting rhizobium and its effect on oat growth under salt stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(12): 2645-2652 (in Chinese).
- [54] 潘晶, 黄翠华, 彭飞, 尤全刚, 刘斐耀, 薛娴. 植物根际促生菌诱导植物耐盐促生作用机制[J]. *生物技术通报*, 2020, 36(9): 75-87.
- PAN J, HUANG CH, PENG F, YOU QG, LIU FY, XUE X. Mechanisms of salt tolerance and growth promotion in plant induced by plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(9): 75-87 (in Chinese).
- [55] 向君亮, 唐呈瑞, 王佳琦, 刘权, 张兴梅, 殷奎德. 盐碱胁迫下一株促进苜蓿生长的细菌筛选与鉴定[J]. *干旱地区农业研究*, 2019, 37(2): 266-272.
- XIANG JL, TANG CR, WANG JQ, LIU Q, ZHANG XM, YIN KD. Screening and identification of *Medicago sativa* Linn growthpromoting rhizobacteria under saline-alkali stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, 37(2): 266-272 (in Chinese).
- [56] ZHANG YC, LI CN, YAO T, LI MY, LAN XJ, WANG ZL. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance salt tolerance in oat by upregulating the antioxidant system and promoting root growth[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022: 1-14.
- [57] LI TY, REN JJ, HE WC, WANG Y, WEN XC, WANG X, YE MT, CHEN G, ZHAO KJ, HOU GR, LI XW, FAN C. Anatomical structure interpretation of the effect of soil environment on fine root function[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 993127.
- [58] van ZELM E, ZHANG YX, TESTERINK C. Salt tolerance mechanisms of plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, 71: 403-433.
- [59] FRESCHET GT, ROUMET C. Sampling roots to capture plant and soil functions[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(8): 1506-1518.